

III. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИИ

ОЧЕРК РАЗВИТИЯ ОТЕЧЕСТВЕННОЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГЕНЕТИКИ

Н. В. ГЛОТОВ

В развитии отечественной популяционной генетики ясно выделяются три периода исследований. Первый период — становление популяционной генетики как самостоятельной дисциплины, связанной с эволюционной теорией, — охватывает вторую половину 20-х годов. В это время были выполнены основополагающие работы С. С. Четверикова и его учеников. Второй период, достигший особого расцвета к концу 30-х годов и оборванный войной и последующими трудностями в развитии отечественной биологии, был посвящен всестороннему изучению генетического состава, динамики популяций, процесса микроэволюции. Наконец, третий, новейший период начался со второй половины 50-х годов.

В настоящей работе анализируются первые два периода развития отечественной популяционной генетики. Что касается третьего периода, то мы упоминаем лишь те работы, которые непосредственно связаны с исследованиями 20—40-х годов, являются их прямым продолжением и проясняют значение полученных тогда результатов. Мы рассматриваем результаты полевых, экспериментальных и теоретических исследований, не обсуждая работ по генетике человека, а также по генетике популяций культурных растений и домашних животных, поскольку, с нашей точки зрения, это темы специальных обзоров.

1. СТАНОВЛЕНИЕ ОТЕЧЕСТВЕННОЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГЕНЕТИКИ

1. С. С. Четвериков и его школа. В 20-е годы (1922—1929) С. С. Четвериков возглавлял генетическую лабораторию в организованном Н. К. Кольцовым Институте экспериментальной биологии. В лаборатории сотрудничали и принимали активное участие в обсуждении и разработке общепологических, эволюционных и генетических проблем Б. Л. Астауров, Е. И. Балкашина, Н. К. Беляев, С. М. Гершензон, А. Н. Промтов, П. Ф. Рокницкий, Е. А. Тимофеева-Ресовская, Н. В. Тимофеев-Ресовский, С. Р. Царапкин (см. о них: [3—5, 151, 152]).

Следует подчеркнуть, что к этому времени С. С. Четвериков был уже вполне сложившимся крупным ученым — опытным полевым исследователем, блестящим энтомологом, широко образованным эволюционистом. Достаточно вспомнить три его основные работы — о динамике

численности природных популяций бабочек [189], об анатомии водного ослика [238], об эволюции насекомых [190, 200].

К 1925 г. С. С. Четвериков сформулировал основные идеи о путях установления связи между эволюционной теорией и современной генетикой. Они были изложены на II съезде зоологов, анатомов и гистологов СССР в Москве в мае 1925 г. [192].

Обширная, ставшая классической и впоследствии переведенная на английский [201] и французский [202] языки статья «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» была опубликована в 1926 г. [191, 194].

С. С. Четвериков обосновывает три основные популяционно-генетические посылки. Во-первых, он отмечает непрерывность во времени спонтанного мутационного процесса у особей любого вида. Вероятно, и 50 лет назад этот вывод был очевидным для большинства генетиков. Не очевидно другое: то, что это обстоятельство важно для понимания генетической структуры природных популяций, и то, что оно не противоречит обычно распространенному представлению о фенотипической монотонности видов. Во-вторых, С. С. Четвериков выдвигает и обосновывает предположение, что носители вновь возникших мутаций вполне могут оставить потомство в природных условиях, что связано с рецессивностью большинства вновь возникающих мутаций у диплоидных особей. В-третьих, он утверждает, что основным типом скрещиваний в природных популяциях является панмиксия — свободное, случайное скрещивание, при котором выбор партнера не зависит от генотипа особи. Если эти посылки верны, то на основании закона Харди большинства мутаций в популяции будет находиться в скрытом, гетерозиготном состоянии: «Вид, как губка, впитывает в себя гетерозиготные геновариации (мутации, по современной терминологии, — Н. Г.), сам оставаясь при этом все время внешне (фенотипически) однородным» [194, с. 48]. С. С. Четвериков указывает на основные факторы эволюции — мутационный процесс, изоляцию, естественный отбор, подробно обсуждает их значение и вводит понятие генотипической среды.

Таким образом, С. С. Четвериков дедуктивным путем, как это отметил Перер [223], предсказал генетическую гетерогенность природных популяций. Поэтому Е. А. и Н. В. Тимофеевы-Ресовские назвали его работу *теорией* [230]. С. С. Четвериков предстает здесь перед нами как генетик и блестящий представитель московской школы зоологов.

Важно подчеркнуть, что в статье С. С. Четверикова указан путь экспериментальной проверки его теории: гетерогенность популяций будет обнаружена, если провести инбридинг особей, взятых из природных популяций. Учениками С. С. Четверикова тотчас были начаты работы с этими видами дрозофилы.

В 1925 г. в окрестностях Звенигородской гидрофизиологической станции под Москвой Б. Л. Астауровым, Е. И. Балкашиной, Н. К. Беляевым, С. М. Гершензоном, Д. Д. Ромашовым проводились сборы разных видов *Drosophila: phalerata, transversa, vibrissina, obscura, funebris*. Результаты этих опытов были опубликованы лишь 10 лет спустя [6, 218]. В более ранних публикациях на первый план выдвигались проблемы собственно генетического анализа, особенностей наследования признаков [31, 37, 149, 154, 217, 226].

В 1926 г. С. М. Гершензон и П. Ф. Рокицкий провели обширные сборы в северокавказских популяциях *D. melanogaster* (Геленджик). Анализ материала участвовали Б. Л. Астауров, Е. И. Балкашина, М. Е. Белков, С. М. Гершензон, П. Ф. Рокицкий, Д. Д. Ромашов [152]. Полностью эти материалы опубликованы не были [3, 152]. Основные

результаты исследований, однако, докладывались С. С. Четвериковым в 1927 г. на V Международном генетическом конгрессе в Берлине [239] и на III Всероссийском съезде зоологов, анатомов и гистологов в Ленинграде [193].

В 1926 г. Е. А. и Н. В. Тимофеевы-Ресовские исследовали берлинские популяции *D. melanogaster* [230].

Наконец, в 1929—1931 гг. Е. И. Балкашина и Д. Д. Ромашов провели обширные сборы и генетический анализ *D. funebris* из разных мест страны (Москва, Киев, Ташкент и др.); эти материалы фрагментарно приведены в работах Д. Д. Ромашова [153] и Н. П. Дубинина и Д. Д. Ромашова [65].

Несмотря на относительно небольшой объем первых сборов (например, у *D. phalerata* было изучено потомство 49 оплодотворенных в природе самок, у *D. transversa* — 22, у *D. obscura* — 19, у *D. vibrissa* — лишь 9, в опытах Е. А. и Н. В. Тимофеевых-Ресовских на *D. melanogaster* — 78, в докладах С. С. Четверикова сообщается о 239), в первом, особенно во втором, а также в последующих поколениях было выявлено огромное число мутантных морфологических признаков: нарушений жилкования крыла, изменений формы крыльев, члеников лапок, брюшка и тергитов, редукции наружного полового аппарата, изменений формы и цвета глаз и т. д. Интересную особенность представляет обнаруженный исследователями параллелизм изменчивости у разных видов дрозофилы, названный Е. А. и Н. В. Тимофеевыми-Ресовскими «фенотипическим параллелизмом».

Исследователи встретились с существенными трудностями при генетическом анализе. Лишь часть изученных морфологических изменений была явно наследственной. Как правило, это аутосомные рецессивные мутации; относительно редкими оказались мутации, сцепленные с полом. Для аберрантных признаков, наследование которых доказать не удалось, исследователи не решились употребить термин «ненаследственные изменения» [6]. Уже тогда было ясно, что речь идет о неполноте проявления и выражения мутантных признаков, довольно легко сдвигаемой отбором, о наличии в природных популяциях «множества мелких наследственных изменений, играющих в подобных случаях роль модификаторов» [6, с. 103].

На V Международном генетическом конгрессе С. С. Четвериков делает из полученных данных основной эволюционный вывод: «Все эти факты приводят к заключению, что обычные „дикие“ популяции в высшей степени гетерозиготны в самых различных отношениях и поэтому предоставляют богатый материал наследственных изменений, которые могут быть использованы при изменении среды и поэтому должны играть решающую роль в эволюционном процессе» [239, с. 39].

Таким образом, уже первые экспериментальные исследования природных популяций обнаружили их огромную генетическую гетерогенность, полностью подтвердили теорию С. С. Четверикова и показали необходимость всесторонних и целенаправленных исследований наблюдаемой популяционной изменчивости в пространстве и во времени.

Генетики Европы и Америки были хорошо осведомлены о работах лаборатории С. С. Четверикова. Помимо названных выше публикаций С. С. Четверикова и его учеников в зарубежных журналах, необходимо отметить систематическое цитирование этих работ Ф. Г. Добжанским [203—207] и Н. В. Тимофеевым-Ресовским [199, 233, 234, 236]. Полное признание пионерских работ русской популяционно-генетической школы пришло, однако, позже [112, 123, 124, 198, 215, 222—225, 241].

2. Вклад Н. И. Вавилова в изучение истории и географии культурных растений. С. С. Четвериков и его ученики пришли к представлению

ям о генетической гетерогенности популяций и сложной популяционно-генетической структуре вида из рассмотрения *природных* популяций. Одновременно с этим направлением исследований и независимо от него были развиты другие подходы. Один путь шел от изучения эколого-географической изменчивости видов и сортов *культурных растений* и их диких сородичей и достиг подлинного расцвета в работах Н. И. Вавилова и созданного им мощного коллектива Всесоюзного института растениеводства.

Основы ботанико-систематических исследований культурных растений в России были заложены Р. Э. Регелем, организовавшим Отдел прикладной ботаники и наладившим выпуск «Трудов по прикладной ботанике». Участие Н. И. Вавилова в разработке этих проблем началось по существу с его работы о законе гомологических рядов в наследственной изменчивости [29, 240], краткий вариант которой был опубликован и доложен на 3-м Всероссийском селекционном съезде в Саратове в 1920 г.

Создание Н. И. Вавиловым в 1925 г. Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур (впоследствии — Всесоюзный институт растениеводства), привлечение в систему ВИР целого ряда крупных специалистов (К. А. Фляксбергер, А. А. Ячевский, А. И. Мальцев, Л. И. Говоров, Г. А. Левитский, В. В. Таланов, Г. С. Зайцев, М. А. Розанова, Е. И. Синская и мн. др.), организация многочисленных экспедиций ВИР в разных регионах страны и за рубежом (Монголия, Китай, Афганистан, Иран, Эфиопия, Центральная и Южная Америка и т. д.) позволили в короткий срок собрать огромный фактический материал по внутривидовой изменчивости сотен видов культурных растений и сформулировать представление о генетической гетерогенности сортов и сложной системе вида у растений. Одно из первых обобщений Н. И. Вавилова было дано в 1926 г. в работе «Центры происхождения культурных растений» [27], но с наибольшей полнотой и ясностью в работе «Линнеевский вид как система» [28], первоначально доложенной в 1930 г. на V Международном ботаническом конгрессе в Кембридже.

Своеобразие линии Н. И. Вавилова и отличие его подхода от подхода С. С. Четверикова заключается в том, что Н. И. Вавилов *синтезировал* огромное число целенаправленно собранных фактов. На первый план Н. И. Вавиловым выдвигается необходимость широкого географического изучения вида по всему ареалу, в разных экологических условиях, в связи с историей расселения вида и историей развития человеческой культуры. Н. И. Вавилов обращает внимание на необходимость изучения не отдельных видов, но множества самых разных видов культурных растений и непременно их диких сородичей.

3. **Геногеография А. С. Серебровского.** Другой путь связан с изучением генетической дифференциации пород *домашних животных*, и лидером здесь был А. С. Серебровский. Занимаясь в течение ряда лет генетикой кур, А. С. Серебровский в 1926—1930 гг. предпринял экспедиции на Кавказ (Дагестан, Кабарда, Балкария, Армения) с целью исследования местных «популяций», разводимых в условиях изрезанной и труднодоступной горной страны многочисленными народностями Кавказа с их своеобразной культурой.

Теоретические положения, сформулированные в ходе этих исследований, были оформлены А. С. Серебровским в работе «Геногеография и генофонд сельскохозяйственных животных СССР» [162] и в докладе на съезде по генетике и селекции в 1929 г. [163].

Два основных плана и методы, основной материал содержатся в описании результатов первой дагестанской экспедиции [161].

Развивая географический подход Н. И. Вавилова, цитируя работы Н. И. Вавилова и С. С. Четверикова, А. С. Серебровский идет дальше и при этом собственным, оригинальным путем. Его интересуют «явления, протекающие в популяциях... имеющих протяжение на поверхности земли» [168, с. 254]. Геногеография — это генетика на плоскости. А. С. Серебровский вводит понятия генофонда популяции и концентрации гена в генофонде. Он выделяет два разных по существу механизма миграции — «диффузию» генов и генные «течения» (потоки) и ставит задачу изучения структуры популяции под влиянием диффузии генов из соседних популяций. Несомненно, популяционно-генетические исследования крупных отечественных математиков [110, 111] в этом направлении были индуцированы А. С. Серебровским. А. С. Серебровский прямо формулирует и обратную задачу: «Зная распределение двух (и более) генов, восстановить направление и весь характер диффузионных процессов и течений, указать, каково было строение тех генофондов, которые начали диффундировать друг в друга» [168, с. 179].

Таким образом, А. С. Серебровский видит эволюционно-селекционный смысл геногеографии в реставрации *истории* популяций, что дает более полное представление о структуре имеющегося генофонда и позволяет точнее оценить возможности его хозяйственного использования.

Эффективность геногеографического подхода была продемонстрирована в ряде работ А. С. Серебровского и его учеников на курах [50, 142, 164, 165], овцах [30, 242], крупном рогатом скоте [93].

Важно подчеркнуть, что работы Н. И. Вавилова и А. С. Серебровского оказали большое влияние на развитие сельскохозяйственной практики именно потому, что в них были поставлены фундаментальные биологические проблемы, охватывающие рассмотрение эволюции и происхождения, географии и экологии, морфологии, физиологии и генетики сортов культурных растений и пород домашних животных.

Подобный подход не мог не дать выходов в практику.

Таким образом, к началу 30-х годов в отечественной генетике были сформулированы и подкреплены богатым фактическим материалом фундаментальные эволюционно-популяционные концепции.

2. ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

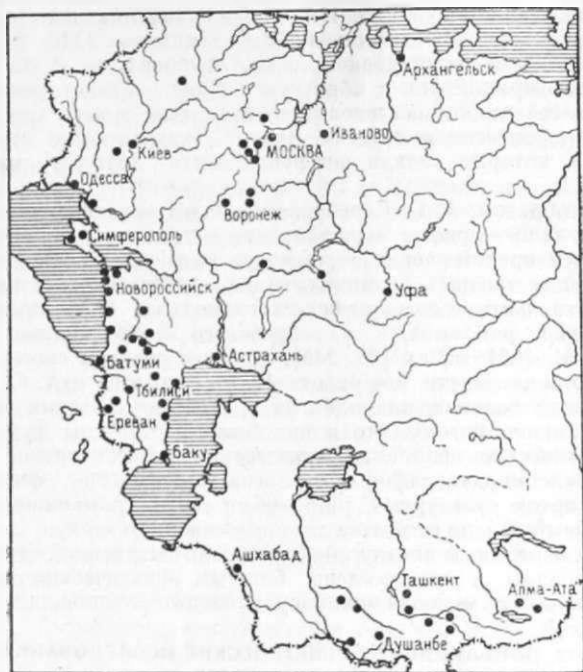
В 30—40-е ГОДЫ

Интенсивные популяционно-генетические исследования в этот период были развернуты в Москве, в Ленинграде и на Украине. В Москве основным центром был Институт экспериментальной биологии, заведовать новым отделом генетики которого Н. К. Кольцов пригласил в 1932 г. Н. П. Дубинина. Здесь систематические исследования природных популяций проводились Н. П. Дубининым, Д. Д. Ромашовым, М. А. Гептнер (Арсеньевой), Н. Н. Соколовым, Г. Г. Тиняковым, К. А. Паниной, З. С. Никоро и многими другими. Со второй половины 30-х годов начинают интенсивные исследования ленинградские генетики Ю. М. Оленов, И. С. Хармац, Р. Л. Берг, Р. А. Мазинг, А. И. Зуйтин, Г. Д. Муретов и др. В предвоенные годы начал публиковаться цикл работ украинских генетиков — С. М. Гершензона, П. О. Ситько, Е. И. Лукина, Н. В. Дубовского и др.

Сбор материала в природных популяциях дрозофилы проводился на огромной территории, более чем в полусотне популяций (рисунк). По сравнению с ранними исследованиями резко возрос объем выборок, теперь он составлял нередко сотни и тысячи особей.

1. Генетико-автоматические процессы (дрейф генов). В 1931 г. бы-

ла опубликована статья Д. Д. Ромашова «Об условиях „равновесия“ в популяции» [153]. В дополнение к факторам эволюции, названным С. С. Четвериковым (мутационный процесс, изоляция, естественный отбор), автор указывает на возможность случайных флуктуаций частот генов и генотипов, обусловленных ограниченной и флуктуирующей численностью любой популяции. Д. Д. Ромашов называет это явление термином «автоматические процессы». Важно подчеркнуть, что в этой же статье Д. Д. Ромашова ясно и однозначно указано на важность



Популяции дрозофилы, изучавшиеся отечественными генетиками в 30—40-е годы.

для эволюционного процесса взаимодействия автоматических процессов и естественного отбора. Это касается как рецессивных («только когда действием этих процессов концентрация рецессивного фактора будет значительно увеличена, вступает в силу влияние естественного отбора»), так и доминантных мутаций («увеличение численности новой мутации в силу действия автоматических процессов может иметь решающее значение для ее дальнейшей судьбы» [153, с. 451]). Анализируя материалы работ С. С. Четверикова и его учеников, автор отмечает, что многие особенности распределения мутантных генов объясняются действием автоматических процессов.

Вслед за статьей Д. Д. Ромашова появилась статья Н. П. Дубинина [58], посвященная тем же явлениям, которые он обозначил как «генетико-автоматические процессы». В 1932 г. Н. П. Дубинин и Д. Д. Ромашов совместно продолжают разработку проблемы, пользуясь консультациями А. Н. Колмогорова. Они провели модельные

(крюковые) эксперименты, наблюдая скорость фиксации определенных аллелей в зависимости от численности «популяции». Авторы дали общепризнанное биологическое рассмотрение проблемы с привлечением данных биогеографии и экологии [65].

Практически одновременно тот же феномен случайного изменения генетической структуры популяции был рассмотрен в Англии Р. А. Фишером [216] и в США С. Райтом [243]; последний назвал его «дрейфом генов». В мировой литературе в настоящее время этот термин общепринят. Сравнение работ отечественных и зарубежных исследователей не вызывает сомнения в их независимости; особенно это видно по широкой биолого-натуралистической постановке проблемы, столь характерной для русского классического естествознания [198].

Соображения о возможности случайного изменения генетического состава популяций ограниченной численности высказывались и ранее (см. ссылки в [65]). А. С. Серебровский прямо указывал на это, употребляя тот же термин «автоматические процессы» [168, с. 190, 254]. Однако заслуга основателей теории генетико-автоматических процессов (дрейфа генов) в том и состоит, что они выделяют стохастические процессы в качестве *особенного* фактора эволюции.

Нельзя не отметить, однако, явной переоценки в первых работах значения случайных флуктуаций для эволюции популяции. Отчасти это, по-видимому, было связано с нечеткостью отделения фактора случайности от процессов, протекающих в сложной структуре вида (изоляция, миграция, формы размножения и т. п.) (см., например, [65, с. 53—54]). Напротив, А. С. Серебровский занимал в этих вопросах строгую и точную позицию [168, с. 321 и далее].

2. Анализ генетического строения популяций и его динамики.

С 1931 г. большой группой сотрудников отдела генетики Института экспериментальной биологии были начаты обширные систематические исследования кавказских популяций *Drosophila melanogaster*. В течение первого сезона сбор материала проводился в 11 пунктах, учитывались не только видимые, но и летальные мутации в половой (по соотношению полов) и 2-й хромосоме (методика Су/Рm); переключение на методику Су/Рm с инбридирования мух из природных популяций явилось весьма существенным шагом. Было обнаружено [62] отсутствие изменчивости по X хромосоме и огромная изменчивость (до десятков процентов) по хромосоме 2. Уровень «зараженности» популяций очень варьировал, и при этом наметилась специфичность мутантного спектра каждой популяции. К. А. Паниной [62, 141] была показана насыщенность популяций мутациями генов-модификаторов, что делало возможным отбор по количественным признакам. Проведенное на следующий год повторное изучение 5 популяций показало, что изменчивость по геномному содержанию одной популяции от года к году не меньше, чем разных популяций в один год [64]. Авторы видели в этом преимущественную роль генетико-автоматических процессов. На гораздо больших выборках были проведены трехлетние исследования в Геленджике (1933—1935 гг.). Здесь удалось выявить появление из года в год одних и тех же мутантных генов, достигающих подчас высоких концентраций [63]. Более того, некоторые мутации были идентифицированы с мутациями, найденными еще сотрудниками С. С. Четверикова в сборах 1926 г. Были обнаружены и хромосомные мутации — инверсии [68, 209]; несколько позже дана оценка их эволюционной роли [67, 126, 176].

В следующей работе [66] по результатам трехлетних сборов детально проанализирован «абберративный полиморфизм» — морфологические отклонения от «нормального» дикого типа, обнаруживаемые

непосредственно в природе. Частота таких изменений достигает нескольких процентов, они вызываются действием рецессивных и доминантных генов, а также модификационной изменчивостью. Основная масса аномалий при этом даже в отдаленных популяциях имеет качественно сходный характер. Подобные же массовые изменения широко распространены и у других видов *Drosophila* [154, 226].

Во второй половине 30-х — начале 40-х годов исследования рецессивных леталей существенно расширились [14, 15, 18, 19, 135, 136, 140]. Была показана генная (точковая) природа спонтанно возникающих рецессивных леталей [119, 157].

В работах Р. А. Мазинг [120—122] обнаружено влияние гетерозиготных рецессивных леталей на жизнеспособность, при этом в ряде случаев наблюдалось даже повышение жизнеспособности по сравнению с особями дикого типа. Следует отметить, что несколько раньше В. Е. Альтшулер с соавторами четко сформулировал представления о влиянии гетерозиготности на различные признаки приспособленности [2, 21, см. также 20, 104, 138, 150].

На проявление рецессивных леталей в гетерозиготе указывали и многочисленные несоответствия обнаруживаемых в популяциях частот леталей и частот возникновения спонтанных мутаций (см. сводку данных [59]). Очень важные аргументы в пользу этого были получены в 1948 г. Р. Б. Хесинным и Н. И. Шапиро, изучавшими время действия леталей в онтогенезе [187].

Ю. М. Оленовым и И. С. Хармац [136] получены первые указания на сезонную динамику насыщенности популяций рецессивными летальями. Суммируя собственные данные и результаты исследований Ю. М. Оленова с соавторами и Р. Л. Берг, Н. П. Дубинин показал и проанализировал общую тенденцию нарастания частот леталей в период увеличения численности популяции и очищения популяции от леталей к весеннему периоду [60, 208]. Этот вывод был затем подтвержден Э. Д. Маневич [127, 128] и Е. Д. Постниковой [144].

Попытки всестороннего учета факторов, влияющих на генетическую структуру популяций, сделаны в работах Р. Л. Берг, связывавшей наблюдаемые частоты мутаций с действием отбора, изоляции и миграции, с особенностями проявления мутаций (доминирование) и изменчивостью темпа спонтанного мутационного процесса [11, 13—15, 18, 19]. Продолжением этого цикла исследований является серия работ М. Д. Голубовского. Концентрация леталей в хромосоме 2 в 60-е годы была заметно ниже, чем в тех же популяциях в 30-е годы [51, 55]. Анализ аллелизма леталей позволил установить, что они распадаются на две группы: единичные, обновляющиеся из года в год, и встречающиеся с повышенной концентрацией. Эти две группы леталей не отличаются по влиянию на жизнеспособность гетерозигот [52]. Величина аллелизма леталей из летних популяций заметно выше, чем из зимних [53]. Обнаружена частая локализация распространенных леталей в небольшом прицентромерном районе хромосомы 2 [54]. Отмечены синхронность и параллелизм изменения генофондов изолированных друг от друга популяций, что интерпретируется как результат сопряженной эволюции мух и инфекционных микроорганизмов [56].

Помимо рецессивных леталей была показана насыщенность популяций мутациями, влияющими на жизнеспособность [130, 131] и плодовитость особей [175]; гетерогенность популяций по аллелям чувствительности к температурным воздействиям [232], по аллелям, влияющим на количественные признаки [172, 231].

Обнаружение генетической гетерогенности популяций по самым различным морфологическим и физиологическим признакам привело

к постановке вопроса об изменчивости самой способности гена к мутации. Целым рядом авторов из природных популяций были выделены высокомутабильные линии, показана внутри- и межпопуляционная дифференциация по темпу спонтанного и индуцированного мутационного процесса [17, 78, 80—83, 133, 171, 182, 196, 235]. Обширные исследования по сопоставлению средних давлений спонтанного мутационного процесса для одной популяции на протяжении некоторого времени и для разных популяций в один год дали, однако, очень неопределенные результаты [9, 10, 16—18, 59, 77, 135, 136, 143, 144, 208]. Остается неясным, связаны ли иногда обнаруживаемые аномалии средней мутабельности природных популяций с генетическими и средовыми различиями или они обусловлены какими-то методическими причинами. Быть может, объяснение следует искать в более подробном изучении явления, описанного А. И. Зуйтиным. Он показал, что различия по мутабельности как природных популяций, так и лабораторных линий могут быть связаны с мутагенным действием контрастных колебаний простых экологических факторов — температуры и влажности [85—91]. Дифференциация популяций по спонтанной мутабельности в жестких экологических условиях была показана Т. А. Торопановым [183, 184].

В конце 30-х годов сформулирована задача анализа эволюции мутабельности. Рассматривая мутационный процесс как адаптивный признак вида, Н. И. Шапиро показал общую тенденцию эволюции — снижение темпа спонтанного мутационного процесса до некоторого оптимального уровня [195]. На аналитических математических моделях в дальнейшем были получены условия отбора устойчивых аллелей и модификаторов мутабельности [94, 95].

К началу 40-х годов стало очевидным, что наряду с рецессивными мутациями в природных популяциях очень широко распространены доминантные и полудоминантные мутации, имеющие слабую пенетрантность и экспрессивность [11, 12, 16, 41, 129, 132]. Подробный анализ этого явления проведен С. М. Гершензоном [39, см. также 59], указавшим на недооценку роли доминантных мутаций в эволюции. Очень важным в работе С. М. Гершензона [41] было применение методики, которая позволяла не разрушать при лабораторном разведении генные комплексы больших хромосом дрозофилы, непосредственно выделенные из природы. В дальнейшем удалось получить дополнительные аргументы в пользу важной эволюционной роли доминантных мутаций, изучая гапло-диплоидный вид *Mormoniella vitripennis* [43, 44].

Таким образом, в 30—40-е годы отечественными исследователями была вскрыта и подробно проанализирована огромная генетическая изменчивость природных популяций, обусловленная действием мутационного процесса, естественного отбора, дрейфа генов, изоляции и межпопуляционных миграций.

3. Изучение отбора. В работах, рассмотренных в предыдущем разделе, влияние отбора на генетическую структуру популяции непосредственно не анализировалось. Выводы о роли отбора основаны на косвенных доводах.

По-видимому, одной из первых работ, где строго показан эффект естественного отбора, является исследование В. Н. Сукачева на многолетних растениях *Taraxacum officinale* и *Festuca sulcata* [177, 178, 228]. Эти и последующие работы В. Н. Сукачева [179, 180] превосходно проанализированы Т. М. Аверьяновой [1] и Я. М. Галлом [32], давшими подробную сводку и других популяционно-ботанических исследований, свидетельствующих о генетической дифференциации популяций под влиянием отбора. Работы В. Н. Сукачева — ботаника и фито-

пенолога — были тотчас включены в систему эволюционно-генетических представлений (см. например, [188, 220]).

Ряд исследований по изучению отбора на инфузориях выполнен Г. Ф. Гаузе, проследившим процесс приспособления популяции и отдельного индивида к изменениям среды, что позволило охарактеризовать норму реакции генотипа [33—36].

В цикле работ М. М. Камшилова [96—103] на дрозофиле было доказано, что в процессе отбора не имеет места замена модификаций идентичными мутациями. Из этих экспериментов совершенно определенно следовало, что адаптация популяции в изменяющейся среде идет путем использования и дифференциации исходной генетической гетерогенности популяции. М. М. Камшиловым были обнаружены различные эффективность и направленность искусственного отбора, идущего на разном экологическом фоне.

Выяснению роли ненаследственной изменчивости в эволюции отечественные авторы уделяли особенное внимание. Характерно рассмотрение проблемы с разных точек зрения, на основе различных исходных соображений и материалов. В серии работ В. С. Кирпичникова [106—109] сформулирована гипотеза «косвенного» отбора. А. А. Малиновский [125] рассмотрел взаимосвязь генетических и фенотипических явлений в эволюции в связи с плейотропией. С точки зрения географической изменчивости обсуждал проблему Е. И. Лукин [113, 114].

В начале 40-х годов начали появляться исследования, посвященные точному изучению отбора в природных условиях на генетически чистом материале. Н. В. и Е. А. Тимофеевыми-Ресовскими было прослежено распределение в пространстве и во времени нормальных и мутантных дрозофил, выпущенных в природу [237]. Процесс вытеснения мутантов дрозофилы в природных условиях изучал Ю. М. Оленов с соавторами [139].

Однако наиболее ярко эколого-генетический подход проявился в работах украинских генетиков. Общая постановка проблемы, совершенно современная, была сформулирована С. М. Гершензоном [41], подчеркнувшим важность выбора для исследования достаточно четко отграниченной популяции, испытывающей возможно малые антропогенные воздействия и экранированной от иммиграционного потока. Помимо генетического [41, 84, 129, 132] и цитологического анализа [170], проводилось изучение количественных признаков [172], плодовитости [175], распределения мух по территории [174], судьбы мутантных особей в природе [47, 173]. В очень интересном по замыслу, но, к сожалению, не полностью удавшемся опыте по внедрению мутации в природную популяцию показан процесс «гашения» мутантного признака путем подбора модификаторов [40]. Н. В. Дубовскому [79] удалось выявить механизмы образования локальных форм у ракушковых ракообразных и смоделировать давление естественного отбора. К сожалению, эти интереснейшие исследования были прерваны войной и впоследствии не возобновились.

В заключение раздела следует упомянуть об одной практической реализации представлений о механизмах действия отбора. Речь идет о разработке А. С. Серебровским транслокационного метода борьбы с вредными насекомыми [166]. Об актуальности проблемы и ценности этой работы свидетельствует ее недавняя повторная публикация за рубежом [227]. Подчеркнем, что автор дал не только количественное генетическое решение задачи, но рассмотрел и экологические, и технико-экономические ее аспекты [167].

4. Внутрипопуляционный генетический полиморфизм и интегрированность генетической структуры популяции. Изучение внутрипопуля-

ионного генетического полиморфизма (длительное сосуществование в пределах одной панмиктической популяции нескольких наследственно обусловленных форм, не сводимое к давлению мутационного процесса) позволяет получить наиболее полные представления о механизмах действия отбора и структуре природных популяций.

Н. В. Тимофеевым-Ресовским изучен полиморфизм по окраске элитр у божьей коровки *Adalia bipunctata* в популяции из-под Берлина [234]. На протяжении 10 лет наблюдались систематические сезонные колебания частот форм с красными и черными элитами. Было показано, что красная форма лучше перезимовывает, в то время как черная, по-видимому, более эффективно размножается в летний период. Генетическая основа окраски элитр была выяснена Я. Я. Лусом (Лусисом) [115, 116], показавшим моногенное наследование этого признака. В последнее время Я. Я. Лусис продолжил изучение полиморфизма по окраске элитр у *Adalia bipunctata* в популяциях европейской части СССР, рассмотрев эволюционные аспекты проблемы [117, 118]. Новые данные о природных популяциях во второй половине 70-х годов получены И. А. Захаровым и С. О. Сергеевским (см. наст. сб.). Ю. М. Свирижев, проводивший в 60-е годы математический анализ многолетних наблюдений Н. В. Тимофеева-Ресовского, обнаружил систематичность смещения циклов колебаний частот разных форм [181, 229].

Н. В. Тимофеевым-Ресовским и его учениками проблема полиморфизма разрабатывалась на протяжении многих лет на ящичных популяциях дрозофил. Были заново проанализированы результаты опытов с мутацией *ebony* у *Drosophila melanogaster*, проведенных в конце 30-х годов [158], и выполнены новые эксперименты [92]. С помощью математической модели при этом было установлено удивительное согласие между полиморфными частотами аллелей в ящичных популяциях и оценками относительной жизнеспособности генотипов [158, 181, 229]. Выяснены также условия существования полиморфизма для мутации, сцепленной с полом [159, 160].

С. М. Гершензоном с сотрудниками подробно изучен полиморфизм по окраске шерсти у хомяка *Cricetus cricetus*, географическая изменчивость которого описана С. В. Кириковым [105]. Показан моногенный (доминантный аутосомный) характер наследования меланизма [48], наличие в популяции панмиксии по этому признаку [38, 49]. Совсем недавно удалось доказать жизнеспособность гомозигот-меланистов [156]. Проведен детальный эколого-генетический анализ распространения меланизма на Украине и в Башкирии, исследована связь частот меланистов с плотностью популяции, характером растительности, сезонностью. Удалось очертить очаги высоких концентраций меланистов на Украине и получить за несколько лет оценки коэффициентов отбора [42, 219, см. также 45].

В цикле работ Н. П. Дубинина и Г. Г. Тинякова во второй половине 40-х годов подробно изучен инверсионный полиморфизм у *Drosophila funebris* [69—76, 210—214]. Детально исследована география и сезонность полиморфизма, показано наличие четких границ распространения сельской и городской рас дрозофилы. В полевых экспериментах прослежено взаимодействие разных генных комплексов, в лабораторных экспериментах показана их различная приспособленность к низкой температуре. В США обширные исследования по изучению хромосомного полиморфизма у *Drosophila pseudoobscura* проводились Ф. Г. Добжанским с сотрудниками (см. [207]).

Работы по инверсионному полиморфизму у *D. funebris* 20 лет спус-

тя продолжены А. И. Борисовым. Получены оценки избирательности и скорости спаривания для гомо- и гетерокарпотипов [22, 23, 25], показано взаимодействие хромосом городской и сельской рас в экспериментальных популяциях [26]. Автору удалось проследить продвижение городской расы вслед за расширением границ Москвы [24]. Изменение приспособленности разных карпотипов *D. funebris* в зависимости от температурного режима изучалось Л. П. Филатовой [185, 186].

Гораздо более сложен для анализа другой тип популяционной изменчивости. Как указывалось выше, еще в первых популяционно-генетических работах исследователи обратили внимание на «неправильно» наследующиеся признаки, обладающие плохой пенетрантностью и экспрессивностью. Число такого рода наблюдений постоянно росло [39, 41, 134, 137, 138 и т. д.]. Эта ситуация была проанализирована Д. Д. Ромашовым и В. Н. Беляевой на примере различных изменений жилкования крыла в природных популяциях дрозофилы и у *Musca domestica* [7, 8, 155]. Авторам удалось выявить наиболее типичные комбинации аномалий и получить представление о возможных путях изменения «архитектуры» крыла. Используя большой материал, имеющий разное географическое происхождение, Н. П. Дубинин [61] в опытах по отбору и инбридингу показал, что самые различные природные популяции разных видов дрозофилы насыщены множеством генов, «сборка» которых приводит к довольно односторонним резким изменениям жилкования. Исследование такого рода ситуаций наряду с изучением хромосомного полиморфизма привело к формированию представлений о коадаптированности генных комплексов природных популяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Генетические исследования популяций оказали несомненное воздействие на понимание механизмов эволюционного процесса, на характер эволюционных интерпретаций самых различных биологических явлений. На основе популяционно-генетической методологии полностью изменились представления о внутривидовой систематике; на этой основе была создана так называемая экспериментальная систематика — эколого-генетический подход, в ботанических исследованиях успешно реализованный, например, в работах М. А. Розановой [148] и Е. Н. Синской [169]. Освоение одним из крупнейших эволюционистов И. И. Шмальгаузенем достижений популяционной генетики привело к созданию им концепции стабилизирующего отбора [197], оказавшей мощное воздействие и на макроэволюционные построения, и на дальнейшее развитие самой популяционной генетики. Эффективность генетического подхода к проблемам зоологии иллюстрируют орнитологические работы А. Н. Промптова [145—147], нашедшего конкретные пути реализации общих популяционно-эволюционных схем. Эволюционно-генетическая система взглядов позволила С. Н. Давиденкову [57] создать новое направление в клинике нервных болезней.

Рубежом создания «синтетической теории эволюции» принято считать коллективную монографию «The new systematics» [221], опубликованную в 1940 г. Ряд рассмотренных в настоящей статье исследований цитируется в этом труде, два отечественных ученых — Н. И. Вавилов и Н. В. Тимофеев-Ресовский — являются его соавторами.

Возникшая в 30—40-е годы теория микроэволюции, порожденная прогрессом генетики, явилась важным шагом в развитии эволюционных представлений. Отечественные популяционно-генетические исследования внесли в нее существенный вклад.

Summary

There are three periods in the history of Soviet population genetics: the first period (1925 — early 30ies) when the basic investigations of S. S. Chetverikov and his school, N. I. Vavilov, A. S. Serebrovsky were published; the second period (the 30—40ies) which involved the investigations of N. P. Dubinin, S. M. Gershenson and many others; the recent period (the 50ies and up to now).

УКАЗАТЕЛЬ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аверьянова Т. М. Популяционные исследования в прикладной ботанике. Л., 1975. 140 с.
2. Альтшулер В. Е., Борисенко Е. Я., Поляков А. Н. Гомо- и гетерозиготность как факторы жизнеспособности и продуктивности. — Биол. журн., 1935, т. 4, № 3, с. 535—554.
3. Астауров Б. Л. Жизнь С. С. Четверикова. — Природа, 1974, № 2, с. 57—67.
4. Астауров Б. Л., Никоро З. С., Струнников В. А., Эфроимсон В. П. Научная деятельность Н. К. Беляева. — В кн.: Из истории биологии, вып. 5. М., 1975, с. 103—136.
5. Балкашина Е. И., Беляева В. Н., Головинская К. А., Черфас Н. Б., Д. Д. Ромашов и его роль в развитии генетики. — В кн.: Из истории биологии, вып. 5. М., 1975, с. 76—102.
6. Балкашина Е. И., Ромашов Д. Д. Генетическое строение популяций *Drosophila*. 1. Генетический анализ звенигородских (Московской обл.) популяций *Drosophila phalerata* Meig., *transversa* Fall. и *vibrissina* Duda. — Биол. журн., 1935, т. 4, № 1, с. 81—106.
7. Беляева В. Н. Изменчивость жилкования крыла в природных популяциях *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1946, т. 54, № 7, с. 633—636.
8. Беляева В. Н., Ромашов Д. Д. Об отборном значении различных изменений жилкования в природных популяциях *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1946, т. 54, № 8, с. 729—732.
9. Берг Р. Л. Зависимость между мутабельностью и степенью изоляции популяций *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1942, т. 36, № 2, с. 79—83.
10. Берг Р. Л. Мутабельность популяций *Drosophila melanogaster*, обитающих на границе ареала распространения вида. — ДАН СССР, 1942, т. 36, № 4—5, с. 171—176.
11. Берг Р. Л. Доминирование вредных мутаций в популяциях *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1942, т. 36, № 7, с. 228—235.
12. Берг Р. Л. Значение изоляции для эволюции доминантности в естественных популяциях *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1942, т. 36, № 9, с. 304—309.
13. Берг Р. Л. Происходит ли элиминация особей, гетерозиготных по летальным мутациям в естественных популяциях *Drosophila melanogaster*? — Изв. АН СССР, 1943, сер. биол., № 4, с. 243—248.
14. Берг Р. Л. Генетический анализ популяции *Drosophila melanogaster* Дилижана (Армянская ССР). — Изв. АН СССР, 1944, сер. биол., № 1, с. 51—58.
15. Берг Р. Л. Зависимость между степенью проявления мутаций в гетерозиготном состоянии и их концентрацией в генотипе естественных популяций *Drosophila melanogaster*. — Изв. АН СССР, 1944, сер. биол., № 2, с. 121—128.
16. Берг Р. Л. Зависимое варьирование мутабельности и доминантности в пределах одной естественной популяции *Drosophila melanogaster*. — Изв. АН СССР, 1944, сер. биол., № 5, с. 300—307.
17. Берг Р. Л. Различная частота возникновения мутации *yellow* в разных популяциях *Drosophila melanogaster*. — Изв. АН СССР, 1945, сер. биол., № 3, с. 377—382.
18. Берг Р. Л. О взаимоотношении между мутабельностью и отбором в природных популяциях. — Журн. общ. биол., 1948, т. 9, № 4, с. 299—313.
19. Берг Р. Л., Бриссенден Э. Б., Александрйская В. Т., Галковская К. Ф. Генетический анализ двух природных популяций *Drosophila melanogaster*. — Журн. общ. биол., 1941, т. 2, № 1, с. 143—158.
20. Борисенко Е. Я. Генетический анализ гетерозиса. II. — Журн. общ. биол., 1941, т. 2, № 2, с. 231—257.
21. Борисенко Е. Я., Альтшулер В. Е., Поляков А. Н. Генетический анализ гетерозиса. I. — Биол. журн., 1935, т. 4, № 4, с. 643—652.
22. Борисов А. И. Адаптивное значение хромосомного полиморфизма. I. Избирательность спаривания и жизнеспособность гомо- и гетерокариотипов *Drosophila funebris*. — Генетика, 1969, т. 5, № 2, с. 65—73.
23. Борисов А. И. Адаптивное значение хромосомного полиморфизма. II. Оценка

- селективного значения скорости спаривания у гомо- и гетерокартиотипов *Drosophila juncebris*. — Генетика, 1969, т. 5, № 3, с. 124—131.
24. Борисов А. И. Адаптивное значение хромосомного полиморфизма. III. Дальнейшая эволюция городской расы *Drosophila juncebris*. — Генетика, 1969, т. 5, с. 119—122.
 25. Борисов А. И. О нарушениях панмиксии в естественных популяциях *Drosophila juncebris*, полиморфных по инверсии II—I. — Генетика, 1970, т. 6, № 1, с. 61—67.
 26. Борисов А. И. Взаимодействие хромосом *Drosophila juncebris* городских и сельских рас в экспериментальных популяциях. — Генетика, 1970, т. 6, № 2, с. 81—90.
 27. Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений. — Труды по прикл. бот. и сел., 1926, т. 16, вып. 2, с. 3—138.
 28. Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система. — Труды по прикл. бот., ген. и сел., 1931, т. 26, вып. 3, с. 109—134.
 29. Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — В кн.: Теоретические основы селекции растений, т. 1. М.; Л., 1935, с. 75—128.
 30. Васин Б. Н., Васина-Попова Е. Т., Грабовский И. Н. и др. Руководство по каракулеводству. М., 1971, с. 154—156.
 31. Гайсинович А. Е. Исследование явления бессмцовости у *Drosophila phalerata* Meig. — Журн. эксперим. биол., 1928, сер. А, т. 4, № 3—4, с. 233—250.
 32. Галл Я. М. Борьба за существование как фактор эволюции. Л., 1976. 155 с.
 33. Гаузе Г. Ф. Приспособление *Paramecium aurelia* к повышению солёности среды. — Зоол. журн., 1939, т. 18, № 4, с. 631—641.
 34. Гаузе Г. Ф. Роль приспособляемости в естественном отборе. — Журн. общ. биол., 1940, т. 1, № 1, с. 105—120.
 35. Гаузе Г. Ф. Наблюдения над стабилизирующим отбором в культурах солонатоводных инфузорий рода *Euplotes*. — Зоол. журн., 1940, т. 19, № 3, с. 363—378.
 36. Гаузе Г. Ф. Проблема стабилизирующего отбора. — Журн. общ. биол., 1941, т. 2, № 2, с. 193—209.
 37. Гершензон С. М. Генетический анализ неправильного менделевизма пола у *Drosophila obscura* Fall. — Журн. эксперим. биол., 1927, сер. А, т. 3, № 3—4, с. 147—170.
 38. Гершензон С. М. Дополнительные данные о системе скрещиваний в природной популяции хомяка (*Cricetus cricetus* L.). — ДАН СССР, 1941, т. 31, № 2, с. 155—156.
 39. Гершензон С. М. «Мобилизационный резерв» внутривидовой изменчивости. — Журн. общ. биол., 1941, т. 2, № 1, с. 85—107.
 40. Гершензон С. М. Экспериментальное исследование естественного отбора в мутантной популяции *Drosophila virilis*. — Журн. общ. биол., 1941, т. 2, № 3, с. 395—415.
 41. Гершензон С. М. Нові дані про генетику природних популяцій *Drosophila fasciata* — Збірник праць з генетики АН УРСР, 1941, № 4—5, с. 3—39.
 42. Гершензон С. М. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков (*Cricetus cricetus* L.). — Журн. общ. биол., 1946, т. 7, № 2, с. 97—130.
 43. Гершензон С. М. Генетическое строение природных популяций *Mormoniella vitripennis* Wlk. (Chalcididae, Hymenoptera). — Журн. общ. биол., 1946, т. 7, № 3, с. 165—173.
 44. Гершензон С. М. Исследование мутабельности у наездника *Mormoniella vitripennis* Wlk. — Генетика, 1965, т. 1, № 2, с. 95—101.
 45. Гершензон С. М. Генетический полиморфизм в популяциях животных и его эволюционное значение. — Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 5, с. 78—84.
 46. Гершензон С. М. Основы современной генетики. Киев, 1979. 506 с.
 47. Гершензон С. М., Захарченко Н. Л., Скарбан М. К. Судьба мутантных особей в природной популяции *Drosophila fasciata*. — ДАН СССР, 1940, т. 28, № 6, с. 531—533.
 48. Гершензон С. М., Полевой В. В. Наследование черной окраски у хомяка (*Cricetus cricetus* L.). — ДАН СССР, 1940, т. 29, № 8—9, с. 607—609.
 49. Гершензон С. М., Полевой В. В. Система скрещиваний в природной популяции хомяка (*Cricetus cricetus* L.). — ДАН СССР, 1941, т. 30, № 1, с. 64—65.
 50. Гиммель В. Г. О географическом распределении величины куриного яйца на территории СССР. — В кн.: Генетика курицы, т. 2. М., 1928, с. 21—35 (Труды Центр. станции по генетике с.-х. животных, № 3).
 51. Голубовский М. Д. Распределение и аллелизм аутосомных леталей в двух формах расщепления *Drosophila melanogaster* популяции г. Умани. — Генетика, 1966, т. 2, № 11, с. 89—99.
 52. Голубовский М. Д. Жизнеспособность гетерозигот по летальным мутациям.

- имеющим различную концентрацию в природной популяции дрозофилы — Генетика, 1969, т. 5, № 8, с. 116—125.
53. Голубовский М. Д. Сезонная динамика фонда летальных мутаций в трех соседних популяциях *Drosophila melanogaster*. — Генетика, 1970, т. 6, № 1, с. 78—91.
 54. Голубовский М. Д. Связь локализации аутосомных летальных мутаций с их концентрацией в природных популяциях *Drosophila melanogaster*. — Генетика, 1971, т. 7, № 7, с. 77—84.
 55. Голубовский М. Д., Викторова Г. В. Концентрация и аллелизм летальных мутаций в соседних природных популяциях *Drosophila melanogaster* в разные годы. — Генетика, 1968, т. 4, № 8, с. 48—57.
 56. Голубовский М. Д., Иванов Ю. И., Захаров И. А., Берг Р. Л. Исследование синхронных и параллельных изменений генофондов в природных популяциях плодовых мух *Drosophila melanogaster*. — Генетика, 1974, т. 10, № 4, с. 72—83.
 57. Давиденков С. Н. Эволюционно-генетические проблемы в невропатологии. Л., 1947. 382 с.
 58. Дубинин Н. П. Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции. — Журн. эксперим. биол., 1931, т. 7, № 5—6, с. 463—479.
 59. Дубинин Н. П. Мутабельность и проявление леталей в популяциях. — Зоол. журн., 1946, т. 25, № 3, с. 201—214.
 60. Дубинин Н. П. О сезонном цикле и распределении леталей в популяциях. — Зоол. журн., 1946, т. 25, № 6, с. 495—508.
 61. Дубинин Н. П. Экспериментальное исследование интеграции биологических систем в процессах эволюции популяции. — Журн. общ. биол., 1948, т. 9, № 3, с. 203—244.
 62. Дубинин Н. П., Гептнер М. А., Бессмертная С. Я. и др. Экспериментальный анализ экотипов *Drosophila melanogaster*. I. — Биол. журн., 1934, т. 3, № 1, с. 166—206.
 63. Дубинин Н. П., Гептнер М. А., Демидова З. А., Дьячкова Л. М. Генетическая структура популяций и ее динамика в диких населенных *Drosophila melanogaster*. — Биол. журн., 1936, т. 5, № 6, с. 939—976.
 64. Дубинин Н. П., Гептнер М. А., Никоро З. С. и др. Экспериментальный анализ экотипов *Drosophila melanogaster*. II. — Биол. журн., 1934, т. 3, № 1, с. 207—216.
 65. Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д. Генетическое строение вида и его эволюция. I. Генетико-автоматические процессы и проблема экотипов. — Биол. журн., 1932, т. 1, № 5—6, с. 52—95.
 66. Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д., Гептнер М. А., Демидова З. А. Аберративный полиморфизм у *Drosophila fasciata* Meig. (syn. — *melanogaster* Meig.). — Биол. журн., 1937, т. 6, № 2, с. 311—354.
 67. Дубинин Н. П., Соколов Н. Н. Хромосомные мутации и система вида. — Журн. общ. биол., 1940, т. 1, № 4, с. 543—564.
 68. Дубинин Н. П., Соколов Н. Н., Тиняков Г. Г. Внутривидовая хромосомная изменчивость. — Биол. журн., 1937, т. 6, № 5—6, с. 1007—1054.
 69. Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Структурная изменчивость хромосом в популяциях города и сельской местности. — ДАН СССР, 1946, т. 51, № 2, с. 151—154.
 70. Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Цикл плодовитости в популяциях и отбор. — ДАН СССР, 1946, т. 51, № 4, с. 309—311.
 71. Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Естественный отбор в экспериментах с популяционными инверсиями. — ДАН СССР, 1946, т. 51, № 9, с. 715—718.
 72. Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Сезонный цикл и концентрации инверсий в популяциях. — ДАН СССР, 1946, т. 52, № 1, с. 77—79.
 73. Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Миграция и естественный отбор в опыте с природными популяциями. — ДАН СССР, 1947, т. 55, № 6, с. 541—544.
 74. Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Инверсии на границах экологических рас *Drosophila funebris*. — ДАН СССР, 1947, т. 55, № 7, с. 643—645.
 75. Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Экология города и распространение инверсий у *Drosophila funebris*. — ДАН СССР, 1947, т. 56, № 8, с. 865—867.
 76. Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Климат и распространение инверсий по ареалу вида *Drosophila funebris*. — ДАН СССР, 1947, т. 56, № 9, с. 965—967.
 77. Дубинин Н. П., Хвостова В. В. Генотипическая обусловленность повышенной изменчивости на границах ареалов вида *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1948, т. 60, № 8, с. 1401—1404.
 78. Дубовский Н. В. К вопросу о сравнительной мутабельности у *Drosophila melanogaster* линий различного происхождения. — ДАН СССР, 1935, т. 4, № 1—2, с. 89—91.
 79. Дубовский Н. В. Значение естественного отбора в создании локальных форм

- и дальнейшая дивергенция у Ostracoda. — Журн. общ. биол., 1941, т. 2, № 2 с. 169—192.
80. Дусеева Н. Д. О распространении высокой мутабельности в популяциях *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1948, т. 59, № 1, с. 151—153.
 81. Дусеева Н. Д. Высокая мутабельность гена yellow в природных популяциях *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1948, т. 59, № 2, с. 329—331.
 82. Дусеева Н. Д. Природа высокой мутабельности по гену yellow в природных популяциях *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1948, т. 60, № 3, с. 457—460.
 83. Дусеева Н. Д. О специфичности и цикличности мутабельности в природных популяциях *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1948, т. 60, № 4, с. 665—668.
 84. Зильберман Р. О. Анализ популяции *Drosophila funebris*. I. Видимі мутації — Допов. АН УРСР, 1939, т. 3, № 6, с. 35—38.
 85. Зуйтин А. И. Влияние температурных контрастов на частоту летальных мутаций у *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1937, т. 15, № 6—7, с. 353—356.
 86. Зуйтин А. И. Влияние смены термического режима на частоту появления летальных мутаций у *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1938, т. 21, № 1—2 с. 54—55.
 87. Зуйтин А. И. Комбинированное действие смены термического режима и последующего температурного контраста на частоту летальных мутаций у *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1938, т. 21, № 1—2, с. 56—58.
 88. Зуйтин А. И. Влияние замены лабораторного комплекса условий развития природным на мутационную изменчивость у дрозофилы. — ДАН СССР, 1940, т. 29, № 8—9, с. 610—611.
 89. Зуйтин А. И. Влияние замены природного комплекса условий развития лабораторным на мутационную изменчивость у *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1941, т. 30, № 1, с. 61—63.
 90. Зуйтин А. И. Влияние контрастов влажности на мутационную изменчивость у дрозофилы различного происхождения. — ДАН СССР, т. 31, № 9, с. 927—929.
 91. Зуйтин А. И., Павловец М. Т. Мутационная изменчивость некоторых популяций дрозофилы в природных условиях. — ДАН СССР, 1940, т. 29, № 8 с. 483—486.
 92. Зуряван А. С., Тимофеев-Ресовский Н. В. О гетерозиготном полиморфизме в количественно стабилизированных популяциях. — Журн. общ. биол., 1967, т. 28, № 5, с. 612—617.
 93. Иванова О. А. Генетика крупного рогатого скота. М.; Л., 1931. 128 с.
 94. Игнатъев М. В., Шаниро Н. И. Пути стабилизации генотипа. I. Отбор устойчивых типов. — ДАН СССР, 1944, т. 45, № 5, с. 221—223.
 95. Игнатъев М. В., Шаниро Н. И. Пути стабилизации генотипа. II. Отбор модификаторов мутабельности. — ДАН СССР, 1945, т. 46, № 3, с. 133—137.
 96. Камшилов М. М. Отбор в различных условиях проявления признака. — Биол. журн., 1935, т. 4, № 6, с. 1005—1012.
 97. Камшилов М. М. Эксперименты с отбором на приспособленность. — ДАН СССР, 1939, т. 22, № 9, с. 628—631.
 98. Камшилов М. М. Отбор как фактор, меняющий зависимость признака от изменений внешних условий. — ДАН СССР, 1939, т. 23, № 4, с. 361—364.
 99. Камшилов М. М. Проявление признака и изменчивость. Эффект порога проявления. — ДАН СССР, 1940, т. 26, № 2, с. 605—608.
 100. Камшилов М. М. Изменчивость и проявление. Проблема нормального фенотипа. — ДАН СССР, 1940, т. 29, № 3, с. 239—243.
 101. Камшилов М. М. К вопросу об отборе на холодоустойчивость. — Журн. общ. биол., 1941, т. 2, № 2, с. 211—229.
 102. Камшилов М. М. Отбор — фактор усложнения организации. — Изв. АН СССР, 1948, сер. биол., № 3, с. 349—356.
 103. Камшилов М. М. Роль фенотипа в эволюции. I. — Генетика, 1967, т. 3, № 12, с. 108—116; II. — Генетика, 1968, т. 4, № 1, с. 135—144.
 104. Карп М. Л. Инбридинг и гетерозис. — Изв. АН СССР, 1940, сер. биол., № 2, с. 219—250.
 105. Кириков С. В. К вопросу о распространении черного хомьяка и количественном отношении его к обыкновенной форме. — Зоол. журн., 1934, т. 13, № 2, с. 361—368.
 106. Киричников В. С. Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора. — Биол. журн., 1935, т. 4, № 5, с. 775—801.
 107. Киричников В. С. Значение приспособительных модификаций в эволюции. — Журн. общ. биол., 1940, т. 1, № 1, с. 121—152.
 108. Киричников В. С. Приспособительный характер внутривидовой систематической изменчивости. I. Об адаптивном значении мутаций. — Журн. общ. биол., 1941, т. 5, № 3, с. 172—192.

111. Колмогоров А. Н., Петровский И. Г., Пискунов П. С. Исследования уравнения диффузии, соединенной с возрастаньем количества вещества, и его применение к одной биологической проблеме. — Бюлл. МГУ, 1937, А, т. 1, № 6, с. 1—26.
112. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978. 351 с.
113. Лукин Е. И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М., 1940. 312 с.
114. Лукин Е. И. Приспособительные ненаследственные изменения организмов и их эволюционная судьба. — Журн. общ. биол., 1942, т. 3, № 4, с. 235—261.
115. Лус Я. Я. О наследовании окраски и рисунка у божьих коровок *Adalia bipunctata* L. и *Adalia decempunctata*. — Изв. Бюро ген., 1928, № 6, с. 89—163.
116. Лус Я. Я. Анализ явления доминирования при наследовании рисунка элитры и переднеспинки у *Adalia bipunctata*. — Труды Лабор. ген., 1932, № 9, с. 135—162.
117. Лусис Я. Я. О биологическом значении полиморфизма окраски у двуточечной коровки *Adalia bipunctata* L. — Latv. entomologs, 1961, N 4, p. 3—29.
118. Лусис Я. Я. Таксономические отношения и географическое распространение форм жуков рода *Adalia* Mulsant. — В кн.: Проблемы генетики и эволюции, т. 1. Рига, 1973, с. 5—128 (Учен. зап. Латв. гос. ун-та, т. 184, вып. 1).
119. Мазинг Р. А. Генетический и цитологический анализ летелей у дрозофилы, возникших в природных условиях. — ДАН СССР, 1938, т. 19, № 4, с. 279—281.
120. Мазинг Р. А. Повышенная жизнеспособность гетерозиготных по летали мух *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1938, т. 20, № 2—3, с. 173—176.
121. Мазинг Р. А. Различная жизнеспособность мух *Drosophila melanogaster*, гетерозиготных по леталим. — ДАН СССР, 1939, т. 23, № 8, с. 834—837.
122. Мазинг Р. А. Анализ жизнеспособности мух *Drosophila melanogaster*, гетерозиготных по леталим, возникшим в природе. — ДАН СССР, 1939, т. 25, № 1, с. 65—68.
123. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968. 597 с.
124. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974. 460 с.
125. Малиновский А. А. Роль генетических и фенотипических явлений в эволюции. — Изв. АН СССР, 1939, сер. биол., № 4, с. 575—614.
126. Малиновский А. А. Роль хромосомных инверсий в эволюции вида. — Журн. общ. биол., 1940, т. 1, № 4, с. 565—596.
127. Маневич Э. Д. Сезонные изменения в концентрации летелей и выплечения гомозигот в природной популяции *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1947, т. 58, № 5, с. 899—902.
128. Маневич Э. Д. О сезонном цикле в накоплении фенотипических изменений в природной популяции *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1947, т. 58, № 6, с. 1163—1165.
129. Мikuш А. Е. Выведения видимых мутаций в природной популяции *Drosophila obscura*. — Збірн. праць з генетики АН УРСР, 1941, № 4—5, с. 125—136.
130. Муретов Г. Д. Физиологические мутации и динамика генного состава популяции *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1939, т. 24, № 5, с. 481—484.
131. Муретов Г. Д. Возникновение физиологических мутаций и их распространение в популяциях *Drosophila melanogaster*. — Журн. общ. биол., 1941, т. 2, № 2, с. 273—300.
132. Народницкая М. Б. Видимые мутации в природной популяции *Drosophila fasciata*. — ДАН СССР, 1941, т. 30, № 2, с. 168—170.
133. Нейгауз М. Е. Географическая изменчивость по гену *cinnabar* у *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1941, т. 30, № 2, с. 161—163.
134. Оленов Ю. М. О влиянии предшествующей истории вида на его дальнейшее развитие. — ДАН СССР, 1941, т. 31, № 2, с. 157—160.
135. Оленов Ю. М. Факторы, определяющие численность вредных наследственных изменений в природных популяциях. — Журн. общ. биол., 1948, т. 9, № 4, с. 327—340.
136. Оленов Ю. М., Хармац И. С. Динамика генного состава природной популяции *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1938, т. 19, № 5, с. 409—412.
137. Оленов Ю. М., Хармац И. С. Трансформация нормального генотипа в природных популяциях *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1939, т. 24, № 5, с. 472—475.
138. Оленов Ю. М., Хармац И. С. К вопросу о возникновении вынужденной гетерозиготности. — ДАН СССР, 1941, т. 30, № 8, с. 740—742.
139. Оленов Ю. М., Хармац И. С., Галковская К. Ф. и др. Естественный отбор в природных популяциях *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1937, т. 18, № 7—9.
140. Оленов Ю. М., Хармац И. С., Галковская К. Ф., Муретов Г. Д.

- Факторы, обуславливающие генный состав природных популяций *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1939, т. 24, № 5, с. 476—480.
141. Панина К. А. Анализ массового изменения «добавочные щетинки» у *Drosophila fasciata* Meig. (*melanogaster*). — Биол. журн., 1938, т. 7, № 1, с. 217—222
 142. Петров С. Г. Генетический анализ популяции кур Ветлужского района В кн.: Генетика курицы, т. 2. М., 1928, с. 37—92 (Труды Центр. станции генетике с.-х. животных, № 3).
 143. Постникова Е. Д. Изучение темпа мутационного процесса в популяции *Drosophila melanogaster* в связи с сезонностью. — ДАН СССР, 1947, т. 58, № 5, с. 907—909.
 144. Постникова Е. Д. Мутабельность и концентрация летелей в разные сезоны размножения популяции. — ДАН СССР, 1948, т. 60, № 6, с. 1049—1052.
 145. Промптов А. Н. Эволюционное значение миграций птиц. — Зоол. журн., 1934, т. 13, № 3, с. 409—436.
 146. Промптов А. Н. Об экологических факторах изоляции у птиц. — Зоол. журн., 1934, т. 13, № 4, с. 616—628.
 147. Промптов А. Н. Эколого-генетические факторы эволюционной дивергенции у птиц. — Биол. журн., 1936, т. 5, № 6, с. 1001—1010.
 148. Розанова М. А. Экспериментальные основы систематики растений. М.: Л., 1946. 255 с.
 149. Рокицкий П. Ф. Генетический анализ числа щетинок у *Drosophila melanogaster*. — Журн. эксперим. биол., 1927, сер. А, т. 3, № 3—4, с. 171—187.
 150. Рокицкий П. Ф. О влиянии гомо- и гетерозиготности на количественные признаки. — ДАН СССР, 1939, т. 24, № 1, с. 170—172.
 151. Рокицкий П. Ф., С. С. Четвериков и эволюционная генетика. — Природа 1974, № 2, с. 70—74.
 152. Рокицкий П. Ф., С. С. Четвериков и развитие эволюционной генетики. — В кн.: Из истории биологии, вып. 5. М., 1975, с. 63—75.
 153. Ромашов Д. Д. Об условиях «равновесия» в популяции. — Журн. эксперим. биол., 1931, сер. А, т. 7, № 4, с. 442—454.
 154. Ромашов Д. Д., Балкашина Е. И. Материалы по генетике *Drosophila funebris* F. — Журн. эксперим. биол., 1929, т. 5, № 2, с. 102—146; 1930, т. 6, № 3, с. 201—219.
 155. Ромашов Д. Д., Беляева В. Н. Об изменчивости жилкования в популяциях комнатной мухи (*Musca domestica* L.). — ДАН СССР, 1946, т. 54, № 9, с. 829—832.
 156. Самош В. М. Новые данные о генетической структуре диморфных популяций хомяка обыкновенного (*Cricetus cricetus* L.). — Генетика, 1975, т. 11, № 11, с. 22—26.
 157. Сахаров В. В. О специфичности действия мутационных факторов. — Биол. эксперим. биол. и мед., 1936, т. 1, № 3, с. 196—198.
 158. Свирижев Ю. М., Тимофеев-Ресовский Н. В. О равновесии генотипов в популяциях *Drosophila melanogaster*. — В кн.: Проблемы кибернетики, вып. 16. М., 1966, с. 123—136.
 159. Свирижев Ю. М., Тимофеев-Ресовский Н. В. О противоположных направлениях отбора на генотип и признак у мутации, сцепленной с полом. — В кн.: Проблемы кибернетики, вып. 18. М., 1967, с. 155—170.
 160. Свирижев Ю. М., Тимофеев-Ресовский Н. В. О достаточных условиях существования полиморфизма для мутации, сцепленной с полом. — В кн.: Проблемы кибернетики, вып. 18. М., 1967, с. 171—174.
 161. Свирижев Ю. М., А. С. Генетический анализ популяции домашних кур горцев (о проблеме геногеографии). — Журн. эксперим. биол., 1927, сер. А, т. 1, № 1—2, с. 62—124; № 3—4, с. 125—146.
 162. Свирижев Ю. М., А. С. Геногеография и генофонд сельскохозяйственных животных СССР. — Научное слово, 1928, № 9, с. 3—23.
 163. Свирижев Ю. М., А. С. Проблемы и методы геногеографии. — Труды Всесоюз. совещания по селекции и племен. животноводству. 10—16 янв. 1929 г. Л., 1930, т. 2, с. 74—86.
 164. Свирижев Ю. М., А. С. Геногеография домашних кур Кабарды и Балкарии. — В кн.: Труды Всесоюз. совещания по селекции и племен. животноводству. 10—16 янв. 1929 г. Л., 1930, т. 2, с. 87—100.
 165. Свирижев Ю. М., А. С. Геногеография кур Армении — Усп. зоотехнич. наук, 1935, т. 1, № 1, с. 85—142.
 166. Свирижев Ю. М., А. С. О новом возможном методе борьбы с вредными насекомыми. — В кн.: Труды Всесоюз. совещания по селекции и племен. животноводству. 10—16 янв. 1929 г. Л., 1930, т. 2, с. 101—110.
 167. Свирижев Ю. М., А. С. Теоретические основания транслокационного метода борьбы с вредными насекомыми. М., 1971. 87 с.
 168. Свирижев Ю. М., А. С. Избранные труды по генетике и селекции кур. М., 1976. 404 с.
 169. Свирижев Ю. М. Динамика вида. М.: Л., 1948. 526 с.
 170. Свирижев Ю. М. Психологические влияния природной популяции *Drosophila melano-*

- gaster* з Китаева. — Збірник праць з генетики АН УРСР. 1941, № 4—5, с. 137—149.
- Ситко П. О. Вариация мутабельности аутосомных локусов в дикой популяции *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1940, т. 29, № 3, с. 236—238.
 172. Ситко П. О. Генетичний аналіз варіації кількості щетинок у природної популяції *Drosophila melanogaster*. — Збірник праць з генетики АН УРСР, 1941, № 4—5, с. 99—124.
 173. Ситко П. О. Интродукция в природу мутантных форм *Drosophila melanogaster*. — Збірник праць з генетики АН УРСР, 1941, № 4—5, с. 165—195.
 174. Ситко П. О., Ткач П. К., Пустовойт Т. А. Експериментальне вивчення розльоту мух *Drosophila melanogaster*. — Збірник праць з генетики АН УРСР, 1941, № 4—5, с. 205—215.
 175. Скарбан М. К. Изучение генетических процессов, связанных с плодовитостью природной популяции *Drosophila fasciata*. — ДАН СССР, 1941, т. 32, № 8, с. 581—583.
 176. Соколов Н. Н., Дубинин Н. П. Хромосомные мутации в популяциях как основа эволюции кариотипа. — ДАН СССР, 1940, т. 29, № 5—6, с. 405—407.
 177. Сукачев В. Н. К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида. — В кн.: Юбилейный сборник, посвященный И. П. Бородину. Л., 1927, с. 195—219.
 178. Сукачев В. Н. Опыт экспериментального изучения межбиотипной борьбы за существование у растений. — Труды Петергофск. биол. ин-та, 1935, № 15, с. 69—88.
 179. Сукачев В. Н. Проблема борьбы за существование в биоценологии. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1946, № 2, с. 27—39.
 180. Сукачев В. Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений. — Ботан. журн., 1953, т. 38, № 1, с. 57—96.
 181. Тимофеев-Ресовский Н. В., Свирижев Ю. М. О генетическом полиморфизме в популяциях. Экспериментально-теоретическое исследование. — Генетика, 1967, т. 3, № 10, с. 152—166.
 182. Тиняков Г. Г. Высокомутабельная линия из дикой популяции *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1939, т. 22, № 9, с. 615—618.
 183. Горопанова Т. А. Мутационный процесс в популяциях. — ДАН СССР, 1960, т. 132, № 2, с. 460—463.
 184. Горопанова Т. А. Экспериментальное исследование мутационного процесса в популяциях. — Журн. общ. биол., 1962, т. 23, № 5, с. 359—369.
 185. Филатова Л. П. Влияние температуры на хромосомный полиморфизм *Drosophila funebris*. — Генетика, 1973, т. 9, № 12, с. 62—68.
 186. Филатова Л. П. Сравнение наблюдаемого и ожидаемого распределения генотипов по второй хромосоме *Drosophila funebris* при двух температурных режимах. — Генетика, 1973, т. 9, № 12, с. 142—144.
 187. Хесин Р. Б., Шапиро Н. И. Стадии действия вновь возникших и выделенных из популяций летальных мутаций *Drosophila melanogaster*. — Генетика, 1974, т. 10, № 6, с. 54—61.
 188. Холден Дж. Факторы эволюции. М.; Л., 1935. 122 с.
 189. Четвериков С. С. Волны жизни. Из лепидоптерологических наблюдений за лето 1903 г. — Изв. импер. о-ва любителей естествозн., антропол. и этнограф., 1905, т. 98 (Труды Зоол. о-ва, т. 13, Дневник Зоол. отд., т. 3, № 6, с. 1—5).
 190. Четвериков С. С. Основной фактор эволюции насекомых. — Изв. Московск. энтомологич. о-ва, 1915, т. 1, с. 14—24.
 191. Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. — Журн. эксперим. биол., 1926, сер. А, т. 2, № 1, с. 3—54; № 4, с. 237—240.
 192. Четвериков С. С. Теоретические предпосылки генетического анализа видов в роде *Drosophila*. — Труды II съезда зоол., анатом., гистол. СССР в Москве 4—10 мая 1925 г. М., 1927, с. 163—164.
 193. Четвериков С. С. Экспериментальное решение одной эволюционной проблемы. — Труды III Всероссийск. съезда зоол., анатом. и гистол. в Ленинграде 14—20 дек. 1927 г. Л., 1928, с. 52—54.
 194. Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. Публикация с авторскими примеч. 1959 г. — Бюлл. МОИП, 1965, отдел биол., т. 70, № 4, с. 34—75.
 195. Шапиро Н. И. Мутационный процесс как адаптивный признак вида. — Зоол. журн., 1938, т. 17, № 4, с. 592—601.
 196. Шапиро Н. И., Волкова К. В. Изучение естественного мутационного процесса. I. Темп мутационного процесса у самок и самцов в различных линиях *Drosophila melanogaster*. — Бюлл. журн., 1938, т. 7, № 3, с. 571—580.
 - Шмальяузен И. И. Факторы эволюции. М.; Л., 1946. 396 с.
 198. Adams M. The founding of population genetics: contribution of the Chetverikov school, 1924—1934. — J. History Biol., 1968, v. 1, N 1, p. 23—39.

199. Bauer H., Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren.— In: Die Evolution der Organismen. Jena, 1943, S. 335—429.
200. Chetverikov S. S. The fundamental factor of insect evolution. — Smithsonian Report. Publ., 1920, N 2566, p. 441—448.
201. Chetverikov S. S. On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics. — Proc. Amer. Philos. Soc., 1961, v. 105, N 2 p. 156—195.
202. Chetverikov S. S. Les lois de l'Heredite, CH-1801, Mot Pelerin (Com. de Chardonne, Vd. Suisse), 1970.
203. Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. New York, 1952. 364 p.
204. Dobzhansky Th. Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Jena, 1939. 252 p.
205. Dobzhansky Th. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. — Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1955, v. 20, p. 1—15.
206. Dobzhansky Th. Evolution of genes and genes in evolution. — Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1959, v. 24, p. 15—30.
207. Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. New York a. London 1970. 505 p.
208. Dubinin N. P. On lethal mutations in natural populations. — Genetics, 1946, v. 31, N 1, p. 21—38.
209. Dubinin N. P., Sokolov N. N., Tiniakov G. G. Occurrence and distribution of chromosome aberrations in nature (Diptera). — Nature, 1936, v. 137, N 3477, p. 1035—1036.
210. Dubinin N. P., Tiniakov G. G. Seasonal cycles and the concentration of inversions in populations of *Drosophila funebris*. — Am. Nat., 1945, v. 79, N 785 p. 570—572.
211. Dubinin N. P., Tiniakov G. G. Structural chromosome variability in urban and rural populations of *Drosophila funebris*. — An. Nat., 1946, v. 80, N 792 p. 393—396.
212. Dubinin N. P., Tiniakov G. G. Inversion gradients and natural selection in ecological races of *Drosophila funebris*. — Genetics, 1946, v. 31, N 6, p. 537—545.
213. Dubinin N. P., Tiniakov G. G. Natural selection and chromosomal variability in populations of *Drosophila funebris*. — J. Heredity, 1946, v. 37, N 2 p. 39—44.
214. Dubinin N. P., Tiniakov G. G. Natural selection in experiments with population inversions. — Genetics, 1947, v. 48, N 1, p. 11—15.
215. Dunn L. C. A short history of genetics. New York, 1965.
216. Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. Oxford, 1930. 272 p.
217. Gershenson S. M. A new sex-ratio abnormality in *Drosophila obscura*. — Genetics, 1928, v. 13, N 6, p. 488—507.
218. Gershenson S. M. Mutant genes in a wild population of *Drosophila obscura* Fall. — Am. Nat., 1934, v. 68, N 719, p. 569—571.
219. Gershenson S. M. Evolutionary studies on the distribution and dynamics of melanism in the hamster (*Cricetus cricetus* L.). I—II. — Genetics, 1945, v. 30, N 3, p. 207—251.
220. Haldane J. B. S. The causes of evolution. London, 1932. 234 p.
221. Huxley J., ed. The new systematics. Oxford, 1940. 583 p.
222. Lerner I. M. The genetic basis of selection. New York; London, 1958. 298 p.
223. Lerner I. M. Introductory note. — Proc. Amer. Phil. Soc., 1961, v. 105, N 2, p. 167—169.
224. Mayr E. Animal species and evolution. Cambridge, 1963. 797 p.
225. Mayr E. Populations, species and evolution. Massachusetts, 1970.
226. Romaschoff D. D., Balkaschina E. I. Beitrage zur Genetik der *Drosophila funebris*. — Z. indukt. Abst. Vererb., 1931, Bd. 58, N 1, S. 1—80.
227. Serebrovsky A. S. On the possibility of a new method for the control of insect pests. — In: Sterile-male technique for eradication of control of harmful insects. Vienna, 1969, p. 123—137.
228. Sukatschew W. N. Einige experimentelle Untersuchungen uber den Kampf ums Dasein zwischen Biotypen derselben Art. — Z. indukt. Abst. Vererb., 1928, Bd. 47, N 1, S. 54—74.
229. Timofezhev Yu. M., Timofeeff-Ressovsky N. W. Some types of polymorphism in populations. — In: Haldane and modern biology. Baltimore, 1968, p. 111—161.
230. Timofeeff-Ressovsky H. A., Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetische Analyse einer freilebenden *Drosophila melanogaster* — Population. — Roux. Arch. Entw. Mech. Organ., 1927, Bd. 109, N 1, S. 70—109.
231. Timofeeff-Ressovsky N. W. The genogeographical work on *Epilachna chrysomelina*. — Proc. 6 Int. Congr. Genet., 1932, v. 2, p. 230—232.
232. Timofeeff-Ressovsky N. W. Über geographische Temperaturreassen bei *Drosophila funebris* F. — Arch. Naturgeschichte, N. F., 1935, Bd. 4, N 2, S. 245—

233. Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolution. — Z. indukt. Abst. Vererb., 1939, Bd. 76, N 1, S. 158—218.
234. Timofeeff-Ressovsky N. W. Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata* L. — Biol. Zbl., 1940, Bd. 60, N 3—4, S. 130—137.
235. Timofeeff-Ressovsky N. W. Spontane und strahleninduzierte Mutabilität: geographische Ursachen und Störungen von *Drosophila melanogaster*. — Biol. Zbl., 1940, Bd. 60, N 5—6, S. 267—275.
236. Timofeeff-Ressovsky N. W. Mutations and geographical variation. — In: The new systematics. Oxford, 1940, p. 73—136.
237. Timofeeff-Ressovsky N. W., Timofeeff-Ressovsky H. A. Populationsgenetische Versuche an *Drosophila*. I.—III. — Z. indukt. Abst. Vererb., 1940, Bd. 79, N 1, S. 28—49.
238. Tschetwerikoff S. S. Beiträge zur Anatomie der Wasserassel (*Asellus aquaticus* L.). — Бюлл. МОИП, 1910, т. 24, № 4, с. 377—509.
239. Tschetwerikoff S. S. Über die genetische Beschaffenheit wilder Populationen. — Verhandl. d. V. Int. Kongr. Vererb., Berlin, 1927, Bd. 2, S. 1499—1500; — Z. indukt. Abst. Vererb., 1928, B. 46, S. 38—39.
240. Vavilov N. I. The law of homologous series in variation. — J. Genetics, 1922, v. 12, N 1, p. 47—89.
241. Wallace B. Topics in population genetics. New York, 1968. 486 p.
242. Wasson B. N. Ohrlosigkeit bei Schafen und Ziegen. — Z. indukt. Abst. Vererb., 1928, Bd. 49, N 1, S. 95—104.
243. Wright S. Evolution in Mendelian populations. — Genetics, 1931, v. 16, N 1, p. 97—159.

ОБ АДАПТИВНОМ ЗНАЧЕНИИ СКОРОСТИ МУТАЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Л. Э. КАЙДАНОВ

К ИСТОРИИ ВОПРОСА

Вопрос о влиянии отбора на процесс наследственной изменчивости был поставлен еще Ч. Дарвином, который склонен был решать его положительно. При этом он полагал, что в результате отбора создаются наследственные различия, имеющие адаптивное значение. Однако после исследований В. Иоганнсена [41, 42], показавшего неэффективность отбора в чистых линиях, подавляющее большинство генетиков пришло к убеждению, что «подбор только изолирует мутанты или отдельные наследственные линии, которые уже существуют в смешанной популяции, но не „сбрасывает“ признаков и не создает новых мутаций» [14, с. 278].

Данный вопрос поднят на новой основе после обнаружения фактов генетического контроля процесса спонтанного мутирования. Такие факты впервые получены на дрозофиле [29, 30, 53, 54]. Из популяций были выделены линии, различающиеся по мутабельности. В некоторых линиях мутации с высокой частотой возникали лишь в определенных локусах, в других повышался общий фон мутаций. Существование ген-мутаторов широкого действия продемонстрировано на дрозофиле Г. Г. Тиняковым [22] и Р. Л. Берг [1]. Мэмпелл [46, 47] выделил ген-мутатор, повышающий частоту возникновения мутаций у гетерозигот в 34 раза и у гомозигот в 70 раз. На кукурузе открыт ген-мутатор Dotted, обуславливающий мутационную нестабильность гена A [50]. В последующие годы большое количество высокомутабельных штаммов выделено на разных микробиологических объектах, при этом удалось подойти к раскрытию механизмов высокой мутабельности. Так, в серии работ фон Борстела с сотрудниками [56, 57] на дрожжах *Saccharomyces cerevisiae* с помощью ЭМС были получены многие десятки высокомутабельных штаммов, которые подверглись затем тщательному изучению.